

Versuche über den Strahlengang im Insektenauge (Appositionsauge)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Ingrid Wiedemann

aus Grünwald

1964

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juli 1964

1. Referent: Prof. Dr. H. AUTRUM

2. Referent: Prof. Dr. A. KAESTNER

Sonderdruck

aus Z. vergl. Physiologie, Bd. 49, Heft 6, S. 526—542 (1965)

Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg · New York

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

VERSUCHE ÜBER DEN STRAHLENGANG IM INSEKTENAUGE
(APPOSITIONSAUGE)

Von

INGRID WIEDEMANN* **

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 2. November 1964)



* Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und seine stete Förderung dieser Arbeit.

** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

I. Einleitung

Die Theorie vom Zustandekommen eines aufrechten, rasterartigen Bildes im Fazettenauge der Arthropoden geht auf JOHANNES MÜLLER (1826) zurück. Sie wurde 1891 von EXNER modifiziert, der dem von ihm *Appositionsbild* genannten Typ das *Superpositionsbild* gegenüberstellte, das er im Auge des Leuchtkäfers *Lampyrus* gefunden hatte. Weil auf einem Teil der Längsausdehnung der Ommatidien die optische Isolierung der Ommatidien fehlt, können hinter dem dioptrischen Apparat der Ommatidien Strahlen aus mehreren benachbarten Kristallkegeln zu einem Bildpunkt auf der von den Kegellenden etwas entfernten Retina konvergieren. Diese Konvergenz scheint nicht bei allen nach dem histologischen Aufbau als Superpositionsaugen anzusprechenden Augen vorzukommen. Es gelang EXNER nicht ein „Superpositionsbild“ im Auge der Krebse nachzuweisen, obwohl er mehrere Vertreter von Dekapodenfamilien untersuchte. NUNNEMACHER (1959, 1961) kam bei *Homarus* und *Orconectes* zum gleichen negativen Ergebnis.

Beim Appositionsaug schließt der dioptrische Apparat unmittelbar an die Retina an, die Ommatidien sind auf ihrer ganzen Länge optisch voneinander isoliert. Das durch je eine Fazette ins Auge eindringende Licht fällt ausschließlich auf die dahinterliegende Retinula. Üblicherweise wird angenommen, daß jedes der nebeneinanderliegenden kegelförmigen Ommatidien Licht aus einem Bereich wahrnimmt, der durch die Verlängerung seines Kegelmantels gegeben ist. Bezeichnet man den Winkel, den die Achsen zweier benachbarter Ommatidien miteinander einschließen, als *anatomischen Divergenzwinkel der Ommatidienachsen*, den Ausschnitt des Gesichtsfeldes, von dem aus Licht in ein Ommatidium gelangt, als *Sehfeld des Ommatidiums*, so ist dieses Augenmodell durch die Gleichsetzung der Größe des Sehfeldes und des anatomischen Divergenzwinkels der Ommatidienachsen gekennzeichnet. GÖTZ

(1964) definierte als Maß für die räumliche Ausdehnung des Lichteinzugsbereiches eines Ommatidiums die Halbwertsbreite der Empfindlichkeitsverteilung. WASHIZU, BURKHARDT und STRECK (1964) untersuchten diese elektrophysiologisch an einzelnen Retinulazellen von *Calliphora*.

Theoretische Überlegungen führten MALLOCK (1922) zu dem Schluß, daß die Schärfe eines Appositionsbildes durch Verkleinerung des anatomischen Divergenzwinkels zwischen benachbarten Ommatidienachsen nur solange erhöht wird, bis dieser Winkel φ (angegeben im Bogenmaß) die Größe von λ/D erreicht (λ Wellenlänge des Lichtes, D Linsendurchmesser). Wird φ noch kleiner (bei gleichbleibendem D), tritt infolge der Beugung Überlappung der Sehfelder der Ommatidien ein. BARLOW (1952) fand bei 27 untersuchten Hymenopterenarten, daß bei Augen verschiedener Größe die Zahl der Ommatidien immer so angesetzt ist, daß der anatomische Divergenzwinkel der Ommatidienachsen dieser Größe entspricht.

WATERMAN (1954) maß am Seitenauge des Molukkenkrebsses *Limulus* den Winkelbereich, aus dem einfallendes Licht ein Ommatidium zu reizen vermag. Durch Befestigung des Auges auf dem Drehtisch eines Mikroskops konnte die Winkelerorientierung desselben zur Lichtquelle variiert werden. Er leitete Impulse vom optischen Nerven eines Ommatidiums des Augenzentrums ab. Hier stehen die optischen Achsen der Cornealinsen senkrecht zur Augenoberfläche, benachbarte Ommatidienachsen schließen miteinander Winkel von 4 bis 15 Grad ein. Nur eine kleine Gruppe von Fazetten war dem Licht zugänglich, die übrigen waren mit undurchsichtiger Farbe abgedeckt. Er kam zu dem Ergebnis: Ein einzelnes Ommatidium antwortet über den erstaunlich weiten Winkelbereich von 30 bis 40 Grad mit hoher Empfindlichkeit, aber er erhielt noch Antworten von dem zugehörigen Axon bei Abweichungen der Lichtquelle von der optischen Achse des Ommatidiums von 80 bis 90 Grad, d. h. aus einem Sehbereich von bis zu 180 Grad. BURTT u. CATTON (1954) bestimmten das Sehfeld eines Ommatidiums vom Auge der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* direkt. Im durchfallenden Licht betrachteten sie bei schwacher Vergrößerung durchs Mikroskop in einem tangential abgeschnittenen Stück des Auges die von der Schnittseite her sichtbaren Sehstäbe der Ommatidien. Die Ommatidien erhielten Licht von einer Wolframbirne, die 10 cm vor dem Auge parallel zur Schnittfläche längs eines graduierten Stabes verschoben werden konnte. Aus der Länge der Strecke, die die Birne verschoben werden mußte, bis ein ursprünglich beleuchteter Sehstab kein Licht mehr erhielt, und der Entfernung der Birne vom Auge berechneten sie den Winkel des Lichteinfalls in ein Ommatidium. Der Winkel betrug 20 Grad. Demgegenüber sind die Divergenzwinkel benachbarter Ommatidienachsen sehr klein: sie betragen 1 bis 2 Grad. Auf die gleiche Weise

bestimmte DE VRIES (1956) für das Ommatidium des Auges der Fleischfliege *Calliphora* das Sehfeld zu ca. 8 Grad.

Die Befunde über die Öffnungswinkel der Ommatidien stimmten also keineswegs mit den theoretischen Forderungen für das Zustandekommen eines scharfen Appositionsbildes überein; es interessierte daher, Näheres über das tatsächlich zustande kommende Bild im Auge zu erfahren. Bei verschiedenen Insekten wurde das Bild im Auge und in den einzelnen Ommatidien untersucht, die Sehfelder der Ommatidien wurden gemessen und mit den anatomischen Divergenzwinkeln der Ommatidienachsen verglichen.

II. Methode

Für die Messungen der Sehfelder der Ommatidien wurde ein Mikroskop (Spiegel und Kondensor entfernt) drehbar über einem Winkelmesser horizontal montiert.

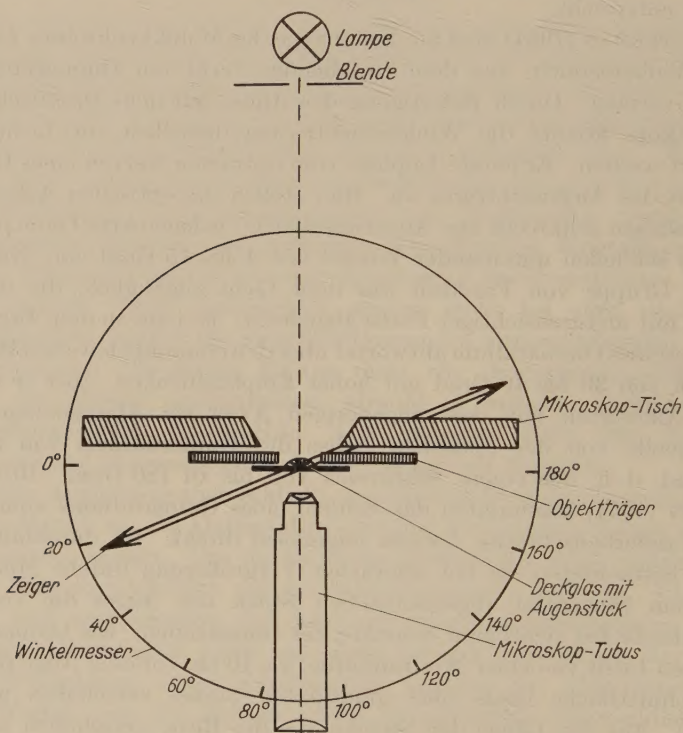


Abb. 1. Versuchsanordnung (s. Text)

Die Drehachse lag vor der Mitte der Ebene des Mikroskoptisches, und zwar um die Dicke des verwendeten Objektträgers, auf dem das Auge befestigt war. An Zeigern konnte der Winkel abgelesen werden, um den das Mikroskop gedreht wurde (Abb. 1).

Die Augenschnitte wurden nach der von EXNER beschriebenen Methode hergestellt und montiert. Von dem mit Kohlensäureschnee eingefrorenen Kopf des Insekts wurde mit einer Rasierklinge ein Auge abgekappt. Der Schnitt wurde möglichst gleichmäßig, nicht zu tief, zwischen dioptrischem Apparat und Lamina fenestrata durch die Sinneszellen geführt. Das abgekappte Augenstück wurde in einen Tropfen Wasser auf ein Deckglas gebracht, Schnittseite zum Glas. Das überschüssige Wasser wurde mit Filtrierpapier abgesaugt, so daß das Augenstück auf einer dünnen Flüssigkeitsschicht am Deckglas haftete. Ein geringer Glycerinzusatz hat keinen Einfluß auf die Bildqualität, ebenso kann Paraffinöl statt Wasser verwendet werden. Paraffinöl benetzt jedoch leicht die Corneaoberfläche, während Wasser von ihr abgestoßen wird. Es wurde meist Wasser mit geringem Glycerinzusatz verwendet.

Das Deckglas wurde mit Klebwachs auf einem Objektträger befestigt, der in der Mitte eine Bohrung von ca. 1 cm Durchmesser enthielt, in welche die Wölbung des Auges ragte. Der Objektträger wurde auf dem Mikroskoptisch befestigt; die Cornea des Auges war zur Lichtquelle, die Schnittfläche zum Objektiv gewendet. Ein solches Präparat trocknete rasch aus, es bildeten sich Luftblasen im Innern des Augenstücks, wodurch es unbrauchbar wurde. Durch Verschließen der vorderen Objektträgeröffnung mit einem weiteren Deckglas entstand eine feuchte Kammer. Ungünstig war, daß das vordere Deckglas häufig beschlug. Als Gegenstand diente die Blendenöffnung einer Mikroskopierlampe, deren Mitte sich in der optischen Achse des Mikroskops in meist 10–20 cm Abstand vor dem Auge befand. Der Blendendurchmesser betrug etwa 0,25 und 0,5 cm. Objektivseitig befestigtes schwarzes Papier mit einer Öffnung von der Größe des Augenstücks blendete das seitlich vom Augenstück durchfallende Licht ab.

Blickt man durch das Mikroskop, so sieht man im dunklen Auge einen hellen „Bildfleck“, der aus den aufleuchtenden Sehstäben der Ommatidien besteht, die von der Lampe Licht erhalten. Beim Drehen des Mikroskops wandert die Gruppe der aufleuchtenden Sehstäbe: Auf der einen Seite des Bildflecks nimmt in den bisher dunklen Sehstäben die Helligkeit stark zu: sie „leuchten auf“. Umgekehrt nimmt die Helligkeit der aus dem Bildfleck herausgedrehten Sehstäbe stark ab. Zur Orientierung über die Helligkeitsverteilung auf dem Bildfleck wurden bei *Apis* und *Calliphora* in einer Reihe nebeneinander liegende Ommatidien photometriert (auf den Negativen von Mikrophotos durchs abgekappte Auge); es ergab sich von der Mitte zum Rand des Bildflecks ein zunehmend stärkerer Abfall der Helligkeit der Sehstäbe, danach blieb die Sehstabhelligkeit etwa konstant, oder änderte sich nur um kleine Beträge.

Das Sehfeld eines Ommatidiums wurde bestimmt durch Messen des Winkels, um den das zentriert montierte Augenstück gedreht werden mußte, bis ein Ommatidium von der Gerade-noch-dunkel-Stellung über die Hellstellung wieder die Dunkelstellung erreichte. Die Beurteilung mit dem Auge, ob ein Ommatidium noch im Bildfleck oder schon außerhalb liegt, ist mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Daher kommen natürlich z.T. auch die relativ großen Streuungen der Meßwerte.

Da das Auge nicht auf eine punktförmige Lichtquelle blickte, mußten der Durchmesser der Blende und ihre Entfernung vom Auge berücksichtigt werden: Der Winkel, unter dem die Lichtquelle (Blende) vom Insektenauge aus erschien, wurde von dem unter dem Mikroskop für das einzelne Ommatidium gemessenen Winkel abgezogen.

Die Ausdehnung des Sehfeldes eines Ommatidiums wurde bestimmt: 1. Indem das montierte Augenstück um die dorsoventrale Achse gedreht wurde (bezogen auf die Lage des Auges am Kopf des Tieres): *horizontale Ausdehnung des Sehfeldes*.

2. Das montierte Auge wurde um die antero-posteriore Achse gedreht: *vertikale Ausdehnung des Sehfeldes*. 3. In einer Reihe von Fällen wurde das Auge beliebig montiert (ohne Beziehung zur Lage des Auges am Kopf des Tieres).

Untersucht wurden die folgenden Arten: *Apis mellifica*, Arbeiterinnen; *Locusta migratoria migratorioides*, Männchen und Weibchen; *Dixippus morosus*, Weibchen; *Calliphora erythrocephala*, Männchen und Weibchen; *Schistocerca gregaria*. (Diese Versuchstiere stammten aus den Zuchten des Zoologischen Instituts der Universität München.) *Aeschna cyanea*, *Ae. juncea*, *Ae. grandis*, Männchen und Weibchen (Imagines); *Lestes sponsa*; *Cordulegaster annulatus*; *Ophiogomphus serpentinus*; *Argynnis paphia*; *Aglais urticae*. Weitere Tiere mit Superpositionsaugen: *Macroglossa stellarum*; *Plusia gamma*; *Lampyris splendidula* = *Phausis spldl.*, Männchen. (Diese Tiere wurden in der Umgebung Münchens gefangen.)

III. Ergebnisse

1. Die Größe der Ommatidiensehfelder

Nach der oben beschriebenen Methode wurden für die Sehfelder einzelner Ommatidien folgende Werte ermittelt (Tabelle 1).

Beim Vergleich der Werte in Tabelle 2 fällt auf, daß die Sehfelder der Ommatidien z. T. erheblich größer sind als die anatomischen Divergenzwinkel der Ommatidienachsen. Die Sehfelder benachbarter Ommatidien überlappen sich also; die Überlappung kann mehr oder

Tabelle 1

		Anzahl der gemessenen Ommatidien	Ausdehnung des Sehfeldes des Einzelommatidiums Mittelwert ($\bar{m}$)	Mittlerer Fehler der einzelnen Messung
<i>Apis</i> . . .	in der Horizontalen	40	7,2°	± 1,4°
	in der Vertikalen	62	6,7°	± 1,1°
<i>Locusta</i> . .	in der Horizontalen	80	4,0°*	± 0,9°
	in der Vertikalen	71	3,9°*	± 1,0°
<i>Dixippus</i> .		120	9,8°	± 1,8°
<i>Calliphora</i> .		142	7,6°**	± 1,0°
<i>Aeschna</i> ***	im dorsalen Augenteil	122	2,4°	± 0,7°
	im ventralen Augenteil	272	2,8°	± 0,9°

* Diese Werte weichen wesentlich von den von BURTT und CATTON (1954) gefundenen ab. BURTT und CATTON bestimmten das Sehfeld eines Einzelommatidiums bei *Locusta* in der Horizontalen und Vertikalen zu 20° im Mittel.

** Stimmt überein mit einem von DE VRIES (1956) angegebenen Wert.

*** Die untersuchten *Aeschna*-arten unterschieden sich in der Färbung und etwas in der Größe; die Augen waren gleich proportioniert. Im Einzelnen lieferten sie keine voneinander verschiedenen Werte; Mittelwerte für das Sehfeld des Einzelommatidiums bei:

<i>Ae. cyanea</i> , im dorsalen Augenteil	$\bar{m} = 2,3^{\circ}$ (44 Messungen)
<i>Ae. cyanea</i> , im ventralen Augenteil	$\bar{m} = 2,6^{\circ}$ (126 Messungen)
<i>Ae. juncea</i> , im dorsalen Augenteil	$\bar{m} = 2,5^{\circ}$ (78 Messungen)
<i>Ae. juncea</i> , im ventralen Augenteil	$\bar{m} = 2,6^{\circ}$ (132 Messungen)
<i>Ae. grandis</i> , im ventralen Augenteil	$\bar{m} = 2,4^{\circ}$ (14 Messungen)

Tabelle 2. Gegenüberstellung der Werte für die Ausdehnung der Ommatidiensehfelder und der anatomischen Divergenzwinkel der Ommatidienachsen

		Ausdehnung des Sehfeldes des Ein- zelommatidiums Mittelwert	Anatomischer Divergenzwinkel der Ommatidienachsen
<i>Apis</i> . . .	in der Horizontalen	$7,2 \pm 1^0$	$2,8^0$ (DEL PORTILLO, 1936)
	in der Vertikalen	$6,7 \pm 1^0$	$1,4^0$ (DEL PORTILLO, 1936)
<i>Locusta</i>	in der Horizontalen	$4,0 \pm 1^0$	$2,4^0$ (BURTT und CATTON, 1954)
	in der Vertikalen	$3,9 \pm 1^0$	$1,1^0$ (BURTT und CATTON, 1954)
<i>Dixippus</i> .		$9,8 \pm 2^0$	$7,5^0$ (KALMUS, 1937)
<i>Calliphora</i>		$7,6 \pm 1^0$	$2,5^0$ (DE VRIES, 1956)
<i>Aeschna</i> .	im dorsalen Augenteil	$2,4 \pm 1^0$	$0,8^0$ (DEL PORTILLO, 1936)
	im ventralen Augenteil	$2,8 \pm 1^0$	$1-1,2^0$ (HESSE, 1908)

weniger ausgeprägt sein, sie ergibt sich aus dem Verhältnis der Größe des Sehfeldes des Einzelommatidiums (gemessen als Winkel) zum anatomischen Divergenzwinkel der Ommatidienachsen.

Bei *Apis*, *Locusta*, *Aeschna*, *Calliphora* sind wegen der regelmäßigen, charakteristischen Anordnung der Fazettensechsecke auf dem Auge horizontal und vertikal durchs Auge gelegte Ebenen nicht homolog (Abb. 2). In der Horizontalen stoßen die in einer Ebene liegenden Ommatidien mit den Sechseckseiten (lückenlos) aneinander; in der Vertikalen wenden sie sich die Ecken zu und sind durch seitlich dazwischen geschobene Ommatidien getrennt (HERTZ, 1934; DEL PORTILLO, 1936).

Dies ist nicht nur eine theoretische Konstruktion, sondern auch an Schnitten, die man in den betreffenden Richtungen durchs Auge legt, leicht zu erkennen, indem man den Verlauf der Fazettenreihen längs des Schnittrandes verfolgt. Bei *Aeschna* kann man die Fazettenanordnung aus der Lage der Nebenpupillen ersehen (s. u., Abb. 7a). Bei *Dixippus* ist die Fazettenanordnung nicht so regelmäßig.

Horizontaler und vertikaler Divergenzwinkel der Ommatidienachsen lassen beim direkten Vergleich von vornherein voneinander verschiedene

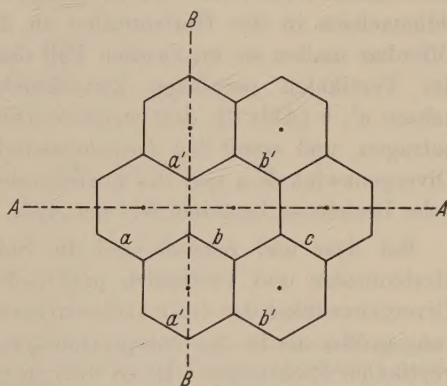


Abb. 2. A—A Augenhorizontale; B—B Augenvertikale; • die Achsen der Ommatidien a, a', b, b' etc. in Aufsicht

Werte erwarten. Der Winkel zwischen den Achsen der Ommatidien a' , a' (Abb. 2) sei der *vertikale Divergenzwinkel* α ; der Winkel zwischen den Achsen von a , b sei der *horizontale Divergenzwinkel* β . Unter der Voraussetzung, daß die Corneafazetten reguläre Sechsecke auf der Kugelfläche des Auges darstellen, gilt die Beziehung:

$$\operatorname{tg} \frac{\alpha}{2} = \operatorname{tg} \frac{\beta}{2} \sqrt{3}. \quad (1)$$

Bei *Apis* ist nach DEL PORTILLOS Messungen $\beta = 2,8^\circ$, dem entspräche nach (1) ein α von $4,8^\circ$. Tatsächlich ist α sehr viel kleiner. DEL PORTILLO bezeichnete als „vertikalen Öffnungswinkel“ nicht α , sondern den durch eine von ihm durchgeführte Korrektur etwas vergrößerten Winkel zwischen den auf eine der Vertikalen parallelen Zwischenebene projizierten Ommatidienachsen a' , b (Abb. 2). Aus dem von DEL PORTILLO bestimmten „vertikalen Öffnungswinkel“ läßt sich der vertikale Divergenzwinkel α errechnen: α beträgt $2,4^\circ$. Der im Vergleich zum theoretisch erwarteten sehr kleine tatsächliche Wert für α ist nach DEL PORTILLO der ungleichen Krümmung des Auges in verschiedenen Richtungen (horizontal $2\frac{1}{2}$ mal so stark gekrümmt wie vertikal) zuzuschreiben, sowie der Tatsache, daß die Fazettensechsecke keineswegs regulär, sondern horizontal verbreitert bzw. vertikal gestaucht sind. Bei *Locusta* bestimmten BURTT und CATTON (1954) den Divergenzwinkel der Ommatidienachsen in der Horizontalen zu $2,4^\circ$, in der Vertikalen zu $1,1^\circ$. Offenbar maßen sie im zweiten Fall den Winkel zwischen den auf eine der Vertikalen parallelen Zwischenebene projizierten Ommatidienachsen a' , b (Abb. 2); der vertikale Divergenzwinkel α würde also $2,2^\circ$ betragen, und somit bei *Locusta* zwischen den Größen des vertikalen Divergenzwinkels α und des horizontalen Divergenzwinkels β eine ähnliche Beziehung bestehen wie bei *Apis*.

Bei *Apis* und *Locusta* sind die Sehfelder der Ommatidien in der Horizontalen und Vertikalen praktisch gleich groß; die anatomischen Divergenzwinkel der Ommatidienachsen sind in der horizontalen Richtung größer als in den entsprechenden, d.h. 60° dazu geneigten, mehr vertikalen Richtungen. Es ist also zu erwarten, daß bei der Abbildung eines hellen, runden Gegenstandes im Auge in einer horizontal durch die Bildfleckmitte ziehenden Ommatidienreihe (Richtung $A-A$, Abb. 2) etwa ebensoviele Ommatidien vom Gegenstand Licht erhalten wie in einer vertikalen Ommatidienreihe (Richtung $B-B$, Abb. 2), in den beiden 60° zur Horizontalen geneigten Richtungen jedoch mehr. An Mikrophotos durchs abgekappte Auge ist dies nur schlecht zu erkennen, da die Ausdehnung des Bildflecks durch die ungleich starke Ausleuchtung der Ommatidien am Bildfleckrand verwischt ist.

2. Beobachtungen über das im Auge entstehende Bild

Betrachtet man unter dem Mikroskop das abgekappte Auge von *Calliphora*, das gegen einen hellen Lichtpunkt gerichtet ist, so sieht man, daß der Lichtpunkt durch eine Gruppe von etwa neun Ommatidien abgebildet wird; die weitgehende Überlappung der Sehfelder benachbarter Ommatidien bewirkt also eine Vergrößerung des Reizareals. Die Rhabdomeren der an der Abbildung des Lichtpunktes beteiligten Ommatidien sind dabei keineswegs alle ausgeleuchtet, sondern in jedem Ommatidium leuchten nur ein oder zwei Rhabdomeren schwach auf, die übrigen bleiben dunkel. Der Bau der Dipterenretinula ist für diese Beobachtung besonders günstig: Jedes Ommatidium besteht aus sieben Sehzellen, deren Rhabdomeren nicht zu einem Sehstab verwachsen sind, sondern in einer charakteristischen Anordnung nebeneinander

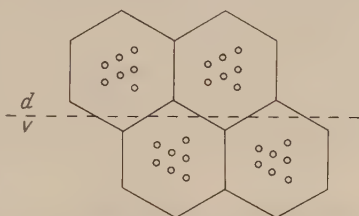


Abb. 3. Für Dipteren typische Rhabdomerenanordnung; in dorsaler und ventraler Augenhälfte spiegelbildlich (nach DIETRICH 1909). ○ Rhabdomer, Corneafazettengrenzen eingezeichnet

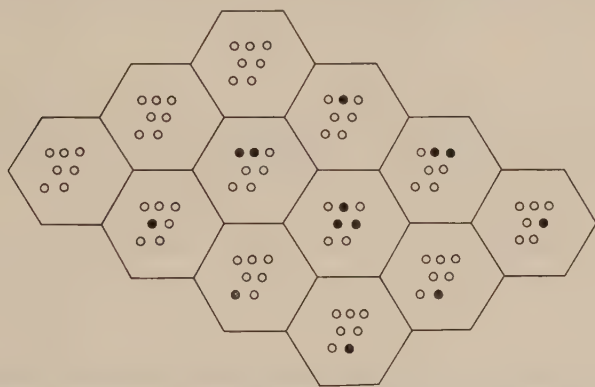


Abb. 4. *Calliphora*, Bildfeld einer hellen, runden Fläche, die vom Auge unter einem Blickwinkel von $1,5^\circ$ gesehen wird. In den sechseckigen Fazetten die sieben Rhabdomeren; beleuchtete ●, nicht beleuchtete ○

liegen. Diese Rhabdomerenanordnung wiederholt sich in gleicher Orientierung in allen Ommatidien. Dorsale und ventrale Augenhälfte sind spiegelbildlich zueinander, da an ihrer Grenze eine unvermittelte, spiegelbildliche Umkehr der Rhabdomerenanordnung eintritt (DIETRICH, 1909; Abb. 3).

Nicht nur bei der Abbildung eines hellen Punktes, sondern ganz allgemein bei kleiner Gegenstandsgröße leuchten in den am Bildfeld

beteiligten Ommatidien niemals alle Rhabdomeren auf (Abb. 4). Wird der kleine Gegenstand vor dem Auge bewegt, so wandert das Bild im Auge im Sinne des von EXNER beschriebenen aufrechten Bildes; in den einzelnen Ommatidien wechselt innerhalb der Rhabdomerengruppe sukzessive die Ausleuchtung der einzelnen Rhabdomeren.

Bei der Abbildung größerer, heller Gegenstände werden, zumindest in den Ommatidien der Bildmitte, alle Rhabdomeren ausgeleuchtet. Die daran anschließenden Ommatidien erhalten zunehmend weniger Licht vom Gegenstand (Abb. 5). Zwischen dem Bildzentrum und dem Teil der Retinula, der in den anschließenden Ommatidien beleuchtet

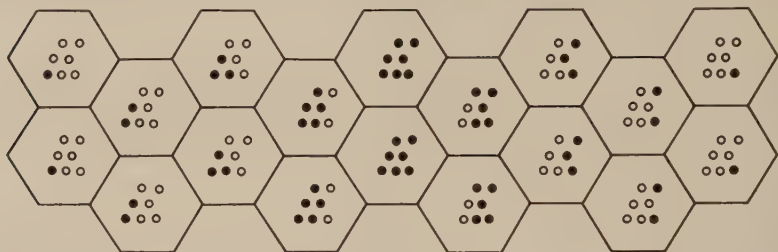


Abb. 5. *Calliphora*, Bildfleck eines hellen Streifens, vier senkrecht zum Streifen liegende Ommatidienreihen herausgezeichnet. Beleuchtete Rhabdomeren ●, nicht beleuchtete ○. Der Streifen erscheint unter einem Blickwinkel von 6°

wird, herrscht eine feste Beziehung: In der Peripherie des Bildflecks werden die vom Bildzentrum am weitesten entfernten Rhabdomeren des Ommatidiums beleuchtet, eine Folge des verkehrten Bildchens, das vom dioptrischen Apparat des Ommatidiums entworfen wird. Dies läßt sich gut beobachten, wenn man als Gegenstand ein von hinten beleuchtetes Muster aus parallelen, transparenten Farbstreifen verwendet, z.B. einen blauen Streifen in der Mitte, an den seitlich je ein gelber Streifen anschließt. Das Muster als Ganzes erscheint unter einem großen Blickwinkel: Die Rhabdomerengruppen vieler Ommatidien sind voll ausgeleuchtet, die Rhabdomerenanordnung ist daher gut zu übersehen. Die Rhabdomeren leuchten teils blau, teils gelb auf, je nach dem Teil des Gesichtsfeldes, von dem sie Licht erhalten.

Bei sehr flach abgekappten Augen kann man die von den Corneafazetten entworfenen Bildchen eines hellen Gegenstandes durch das rote Pigment hindurchscheinen sehen. Im Bildzentrum fallen sie ungefähr in die optische Achse der Ommatidien; die Rhabdomeren leuchten hell auf. Am Bildrand fallen sie auf die periphere Grenze des Einzelommatidiums; es leuchten nur noch einige Rhabdomeren auf, die übrigen bleiben dunkel. Jenseits des Bildrandes fallen sie neben die einzelnen Rhabdomerengruppen; sie scheinen hier nur noch rot durchs Pigment, die Rhabdomeren selbst bleiben dunkel (Abb. 6). Beim Öffnen und

Schließen der als Gegenstand dienenden Blendenöffnung werden die Corneafazetten-Bildchen größer und kleiner. Die Anzahl der durchleuchteten Rhabdomerengruppen, die ja von der Lage und der Ausdehnung der Corneafazetten-Bildchen auf dem Querschnitt der Rhabdomerengruppen abhängt, ändert sich dabei ebenfalls. Der Bereich, aus dem durch die Cornealinse Licht ins Ommatidium hereingebrochen

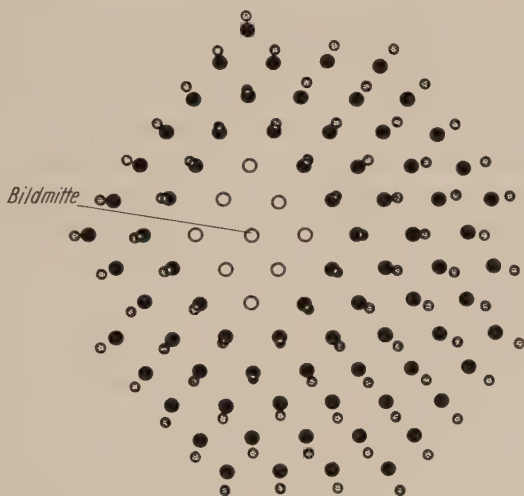


Abb. 6. *Calliphora*, Auge sehr flach gekappt, gegen eine runde, helle Fläche (Ausdehnung etwa 8°) gerichtet. Anordnung der Corneafazetten-Bildchen. Corneafazetten-Bildchen fallen in Rhabdomerengruppe $\circ$, Corneafazetten-Bildchen fallen ins Pigment $\bullet$. Rhabdomerengruppe unbeleuchtet $\bullet$. Die leeren bzw. schwarzen Kreise stellen hier nicht einzelne Rhabdomeren, sondern die Rhabdomerengruppe je eines Ommatidiums dar

wird, ist also sehr groß. Nur ein Teil davon gelangt in die Rhabdomeren; der weitaus größere Teil fällt in das zwischen den Rhabdomerengruppen liegende Pigment.

Während in den einzelnen Ommatidien von *Calliphora* stets verkehrte Bildchen beobachtet wurden, zeigten sich in den Ommatidien von *Locusta*, *Dixippus*, *Aeschna* und anderen Insekten aufrechte Bildchen. Die Bildchen waren wegen der kleinen Rhabdomdurchmesser und wegen der Beugungserscheinungen teilweise sehr schlecht zu sehen. Beim Höher- bzw. Tieferstellen des Mikroskoptubus änderten sich die Bildchen nicht, außer daß sie, ebenso wie die Scheibchen der Rhabdomquerschnitte unscharf wurden. Diese aufrechten Bildchen waren häufig nur am frisch gekappten Auge zu sehen, wenige Minuten nach dem Montieren verschwanden sie, man sah dann nur noch verkehrte Bildchen; unbekannte Eigenschaften des dioptrischen Apparates hatten sich geändert. In sehr flach gekappten Ommatidien, z. B. den Ommatidien am Schnittrand waren immer verkehrte Bildchen zu sehen.

Zur Beobachtung des im Auge entstehenden Bildes wurde die Abkappfläche scharf eingestellt. Es wurden so nur von verhältnismäßig groben Mustern Abbildungen beobachtet. Feinere Muster ergaben keine Abbildungen mehr, doch schien bei Vorbeibewegen der Muster vor dem Augenstück die Helligkeit in den einzelnen Rhabdomen zu wechseln¹.

3. Pseudopupillen und Nebenbilder

In vielen Insektenaugen unterscheidet man einen dunklen Fleck, er erscheint, unabhängig von der Beleuchtung, in der Blicklinie des Betrachters und ändert beim Drehen des Insektenkopfes die Lage im Auge. Als Voraussetzung für die von ihm als „Hauptpupille“ bezeichnete Erscheinung betrachtete EXNER, daß sich zwischen den distalen Kristallkegelteilen eine lichtreflektierende bzw. schwächer absorbierende Substanz befindet. Häufig sind bei Augen mit sechseckigen Fazetten um die Hauptpupille herum sechs weitere „Nebenpupillen 1. Ordnung“ angeordnet. Um diese können sich noch Kränze von Nebenpupillen 2. und höherer Ordnungen finden. Bei verschiedenfarbigem distalem und proximalem Pigment ist die Hauptpupille umso größer, je weniger tief das distale Pigment ins Auge herunter reicht. Wenn schon aus diesem Grund die Hauptpupille sehr klein ist, heben sich die Nebenpupillen nicht von der Umgebung ab. Als Beispiel erwähnte EXNER *Locusta viridissima*, bei der das helle Pigment bis fast an die Kristallkegelspitze herunterreicht, und die eine sehr kleine Hauptpupille, aber keine Nebenpupillen zeigte. Nebenpupillen fehlen auch, wenn sich zwischen den Corneafazetten undurchsichtiges Pigment befindet, z.B. bei der Fliege *Eristalis*.

Für das Zustandekommen der Pseudopupillen bot EXNER eine Erklärung nach dem Prinzip der geometrischen Optik. Er dachte sich das Auge des Beobachters leuchtend, die davon ausgehenden Strahlen treffen die Fazettenoberfläche mit verschiedener Neigung:

a) Senkrecht einfallende Lichtstrahlen werden im schwarzen Retinapigment (proximalen Pigment) absorbiert; es erscheint die schwarze Hauptpupille.

b) Etwas flacher einfallende Strahlen werden in das helle Irispigment (distale Pigment) gebrochen; es erscheint der helle Bezirk um die Hauptpupille.

¹ Zur Beobachtung der von BURTT und CATTON (1962a, b) beschriebenen superpositionsbildähnlichen scharfen Abbildungen feiner Streifenmuster durch Appositionsaugen muß, auch bei sehr tief, d.h. in der Nähe der Basalmembran gekappten Augenstücken (z. B. von *Locusta*) der Mikroskoptubus sehr stark gehoben werden, die einzelnen Rhabdome sind nicht mehr zu sehen; es stellt sich die Frage, wo dieses Bild perzipiert wird.

c) Noch flacher einfallende Strahlen passieren die distalen, nicht durch Pigment getrennten Corneateile benachbarter Ommatidien und werden am schwarzen Retinapigment des benachbarten Ommatidiums absorbiert; diese Ommatidien bilden die schwarze Nebenpupille.

d) Bei noch größerem Einfallswinkel passieren die Strahlen ebenfalls die Trennungsfläche zweier Corneafazetten, werden dann am hellen Irispigment des benachbarten Ommatidiums reflektiert und absorbiert; es erscheint der helle Bezirk außerhalb der Nebenpupille.

Die Nebenpupille müßte demnach ringförmig aussehen. Man beobachtet jedoch meist sechs getrennte, auf einem Ring um die zentrale Hauptpupille angeordnete Nebenpupillen¹. EXNER vermutete einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Sechszahl der Nebenpupillen 1. Ordnung und der Sechszahl der Fazettenseiten. Die Lage der Nebenpupillen 1. Ordnung ist gegeben durch Geraden, die im Zentrum der Hauptpupille je zwei Seiten der sechseckigen Fazetten senkrecht schneiden. Diese Linien bilden kurze Durchmesser der Sechsecke.

Besonders auffallend sind die Pseudopupillen im ventralen Augenteil von *Aeschna*-Imagines. Um die ziemlich große Hauptpupille liegen sechs Nebenpupillen 1. Ordnung, daran anschließend, das ganze Auge mit einem dunklen Fleckenmuster überziehend, liegen weitere Nebenpupillen höherer Ordnungen. Diese sind in ihrer Anordnung und Anzahl nicht zu übersehen.

Daß man an den Stellen der Pseudopupillen tatsächlich in die Augentiefe sah, war offensichtlich, als beim Abkappen des Auges einer *Aeschna cyanea* zufällig das dunkle proximale Pigment an der Rasierklinge hängenblieb, und nur die Cornea mit dem anhängenden, dicht darunterliegenden weißlichgelben distalen Pigment in den Wassertropfen auf dem Deckglas gelangte. Bei Betrachtung von der Corneaseite zeigten sich die Hauptpupille und die sechs Nebenpupillen 1. Ordnung, jedoch nur, wenn sich das Deckglas auf einem dunklen Untergrund, z.B. auf der schwarzen Tischplatte befand. Auf weißem Papier konnten sie infolge des zu geringen Kontrastes gegen das helle Pigment nicht gesehen werden. Bei frisch geschlüpften Imagines von *Aeschna cyanea* sind die Augen milchig gelbgrün. Die Hauptpupille ist sehr undeutlich, die Nebenpupillen werden erst nach einem bis mehreren Tagen sichtbar. Im gleichen Zeitraum färbt sich der Körper des Tieres kräftiger aus.

Außerdem scheint die individuelle Corneafazettenwölbung für das Erscheinen der Nebenpupillen von Bedeutung zu sein. Bedeckt man das Auge mit durchsichtigem Lack, so erkennt man zwar noch die Hauptpupille, die jetzt kleiner erscheint, von den Nebenpupillen ist

¹ Die Nebenpupillen können auch ganz anders aussehen, z. B. als dunkle Streifen von der Hauptpupille ausgehen.



Abb. 7a u. b. *Aeschna*; a Pseudopupillen, linkes Auge von der Seite, Haupt- und Nebenpupillen sichtbar. b Rechtes Auge mit farblosem, durchsichtigem Lack überzogen, nur Hauptpupille zu sehen, Nebenpupillen nicht sichtbar

nichts mehr zu sehen (Abb. 7a—c). Wird die Lackschicht wieder entfernt, erscheint das Phänomen wie zuvor.

Nach EXNER entsprechen den von außen sichtbaren Nebenpupillen die von innen sichtbaren sechs Nebenbilder. EXNER beobachtete sechs Nebenbilder im abgekappten und von Pigment befreiten Auge von *Lampyrus*. Er maß ihnen keine Bedeutung für das Sehen des Tieres bei, da das beim lebenden Tier an dieser Stelle liegende Pigment dieses Licht absorbieren würde. Die Nebenbilder liegen in der Richtung von



Abb. 7c. Derselbe Kopf von vorn, linkes Auge mit Haupt- und Nebenpupillen, rechtes Auge zeigt nur Hauptpupille

Senkrechten auf die Sechseckseiten des zentralen Ommatidiums des Hauptbildes. Sie nehmen also zur Mitte des Hauptbildes die gleiche Lage ein wie die Nebenpupillen 1. Ordnung zur Hauptpupille.

Nebenbilder konnten in den abgekappten Augen zahlreicher Insekten gesehen werden, bei denen das Pigment in der ursprünglichen Lage erhalten war. Sie sind besonders lichtstark bei flachen Schnitten, konnten aber auch auf dickeren Schnitten beobachtet werden. Die Nebenbilder gehen meist als mehr oder weniger breite Streifen stern-



Abb. 8. Mikrophoto durch das abgekappte Auge von *Apis*. Blickwinkel: $1,4^\circ$. Haupt- und Nebenbilder

förmig vom Hauptbild aus und enden in einer gewissen Entfernung davon mit einer Verbreiterung, oder sie treten als sechs rundliche Flecke um das Hauptbild auf, ohne mit demselben in Verbindung zu stehen (Abb. 8). Oft sind sie gar nicht oder nur Teile von ihnen sichtbar. Die Nebenbilder sind in der gleichen Tiefe zu sehen wie das Hauptbild; wird der Objektivabstand vergrößert oder verkleinert, werden die hellen Rhabdomquerschnitte des Hauptbildes und der Nebenbilder undeutlich. Nebenbilder wurden beobachtet an den Augen von: *Apis*, *Locusta*, *Schistocerca gregaria*, *Aeschna*, *Lestes sponsa*, *Cordulegaster annulatus*, *Ophiogomphus serpentinus*, *Argynnis paphia*, *Aglais urticae*, den Superpositionsäugen¹ von *Macroglossa stellarum*, *Plusia gamma* und anderen Nachtfaltern, *Phausis splendidula* (in der von Pigment befreiten, lediglich aus den Corneafazetten mit den damit verwachsenen Kristallkegeln bestehenden Augenklotze). Die Nebenbilder sind aufrecht wie das Hauptbild, doch lichtschwächer.

Bei der Beobachtung der Nebenbilder erfüllten die verwendeten hellen Gegenstände (z. B. eine runde, helle Fläche, oder ein von hinten beleuchtetes Muster aus transparenten Farbstreifen) das Sehfeld des Auges stets nur zu einem kleinen Teil. Beim lebenden Tier ist das Sehfeld des Auges völlig von Sehdingen erfüllt, an den Stellen, wo im Experiment Nebenbilder sichtbar waren, läge normalerweise die Abbildung des übrigen Sehfeldes des Auges. Nebenbilder könnten eventuell von Bedeutung sein, wenn im Gesichtsfeld starke Helligkeitskontraste vorkommen.

Das Phänomen der Pseudopupillen und der Nebenbilder kann noch nicht erklärt werden, auch nicht mit dem Ansatz von EXNER.

IV. Diskussion

Welchen Einfluß die bei den verschiedenen untersuchten Insekten gefundene Überlappung der Sehfelder benachbarter Ommatidien auf das räumliche Auflösungsvermögen des Auges hat, kann nicht beurteilt werden, da nicht bekannt ist, wie optische Abbildungen im Auge perzipiert werden.

Die seit JOHANNES MÜLLER und EXNER vertretene Ansicht, daß das Ommatidium als „physiologische Einheit“ funktioniere, d. h. durch die Nervenfasern eines Ommatidiums nur eine Meldung über die mittlere Helligkeit im Ommatidium erfolge, ist unbewiesen. Bei *Calliphora* ist die Abbildung äußerer Gegenstände auf den nebeneinanderliegenden Rhabdomeren eines Ommatidiums besonders deutlich; das Ommatidium

¹ Beim Abkappen der Superpositionsäugen geht die Schnittfläche durch den sezell- und pigmentfreien „Glaskörper“ proximal der Kristallkegelenden. Das aus den Kristallkegelenden austretende Licht konvergiert proximal derselben zum scharfen Hauptbild und den weniger scharfen Nebenbildern. Bei diesen „Superpositionsbildern“ ist die Zusammensetzung aus einzelnen Lichtpunkten nicht mehr zu erkennen.

stellt also bei *Calliphora* optisch keine „Einheit“ dar. Durch die getrennte Innervierung der einzelnen Sehzellen eines Ommatidiums ist prinzipiell die Möglichkeit zu getrennter Auswertung der im einzelnen Ommatidium entstehenden Abbildung möglich.

Die in der Literatur angegebenen, im Verhaltensversuch bestimmten Sehschärfen sind durchweg so groß, daß eine Auflösung der gebotenen Muster durch den dioptrischen Apparat der einzelnen Ommatidien angenommen werden kann. Schwieriger sind die elektrophysiologisch registrierten Reaktionen auf Muster zu erklären, bei denen der Winkelabstand zwischen benachbarten Teilen gleicher Helligkeit so klein ist, daß das Muster theoretisch durch den dioptrischen Apparat eines Ommatidiums nicht mehr aufgelöst werden kann. BURTT und CATTON (1962a, b) und ROGERS (1962) lieferten eine mögliche Erklärung durch in den proximalen Augenteilen entstehende scharfe Beugungsmuster feiner gestreifter Gegenstände. Denkbar ist auch, in Analogie zu den theoretischen Überlegungen REICHARDTS (1961) über das Auflösungsvermögen des *Limulus*auges, die Annahme, daß das Auflösungsvermögen der Fazettenlinsen durch nervöse Interaktion zwischen benachbarten Sehnervenfasern eines Ommatidiums erhöht wird.

Zusammenfassung

1. Bei Insekten ist der anatomische Divergenzwinkel der Ommatidienachsen stets kleiner als das Sehfeld des Einzelommatidiums. Die Sehfelder benachbarter Ommatidien überlappen sich also.

2. Punktförmige Gegenstände werden niemals in einem, sondern stets in mehreren Ommatidien abgebildet. Im Auge von *Calliphora* werden kleine Gegenstände nicht auf allen Rhabdomeren eines Ommatidiums abgebildet.

3. Im Ommatidium von *Dixippus*, *Aeschna*, *Locusta* und anderen Insekten entwirft der dioptrische Apparat ein aufrechtes Bild des Gegenstandes.

4. Es wird die Möglichkeit diskutiert, daß, zumindest bei *Calliphora*, das Ommatidium nicht als physiologische Einheit funktioniert.

5. Im Auge von *Apis*, *Locusta*, *Aeschna* und vieler anderer Insekten treten sechs regelmäßig um das zentrale Bild angeordnete Nebenbilder auf.

Summary

1. The angle between the ommatidial axes of insects is always smaller than the visual field of the single ommatidium. Thus the visual fields of neighbouring ommatidia overlap.

2. Punctiform objects are not projected into only one but always into several ommatidia. In the eye of *Calliphora* small objects are never projected into all rhabdomeres of any one ommatidium.

3. In the ommatidium of *Dixippus*, *Aeschna*, *Locusta* and other insects an erect image of the object is formed by the dioptric apparatus.

4. The possibility is discussed that at least in *Calliphora* the ommatidium does not function as a physiological unit.

5. In the eye of *Apis*, *Locusta*, *Aeschna* and many other insects six secondary images are arranged symmetrically about a central, primary image.

Literatur

- BARLOW, H. B.: The size of ommatidia in apposition eyes. J. exp. Biol. **29**, 667—674 (1952).
- BURT, E. T., and W. T. CATTON: Visual perception of movement in the locust. J. Physiol. (Lond.) **125**, 566—580 (1954).
- — Resolving power in the compound eye. Symp. Soc. exp. Biol. **16**, 72—85 (1962a).
- — A diffraction theory of insect vision. I. An experimental investigation of visual acuity and image formation in the compound eyes of three species of insects. Proc. roy. Soc. B **157**, 53—82 (1962b).
- DIETRICH, W.: Die Fazettenaugen der Dipteren. Z. Zool. **92**, 465—539 (1909).
- EXNER, S.: Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien: Franz Deuticke 1891.
- GÖTZ, K. G.: Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. Kybernetik **2**, 77—92 (1964).
- HERTZ, M.: Zur Physiologie des Formen- und Bewegungsehens. I. Optomotorische Versuche an Fliegen. Z. vergl. Physiol. **20**, 430—449 (1934).
- HESSE, R.: Das Sehen der niederen Tiere. Jena: Gustav Fischer 1908.
- KALMUS, H.: Photohorotaxie, eine neue Reaktionsart, gefunden an den Eilarven von *Dixippus*. Z. vergl. Physiol. **24**, 644—655 (1937).
- MALLOCK, A.: Divided composite eyes. Nature (Lond.) **110**, 770—771 (1922).
- MÜLLER, J.: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig: C. Knobloch 1826.
- NUNNEMACHER, R.: The retinal image of arthropod eyes. Anat. Rec. **134**, 618—619 (1959).
- The structure and function of arthropod eyes. Proc. 3rd Intern. Congr. Photobiology, 1961, p. 428—429.
- PORTILLO, J. DEL: Beziehungen zwischen Öffnungswinkel der Ommatidien, Krümmung und Gestalt der Insektenaugen und ihrer funktionellen Aufgabe. Z. vergl. Physiol. **23**, 100—145 (1936).
- REICHARDT, W.: Über das optische Auflösungsvermögen der Facettenaugen von *Limulus*. Kybernetik **1**, 57—69 (1961).
- ROGERS, G. L.: A diffraction theory of insect vision. II. Theory and experiments with a simple model eye. Proc. roy. Soc. B **157**, 83—98 (1962).
- VRIES, H. DE: Physical aspects of the sense organs. Progr. Biophys. **6**, 208—265 (1956).
- WASHIZU, Y., D. BURKHARDT, and P. STRECK: Visual field of single retinula cells and interommatidial inclination in the compound eye of the blowfly *Calliphora erythrocephala*. Z. vergl. Physiol. **48**, 413—428 (1964).
- WATERMAN, T. H.: Directional sensitivity of single ommatidia in the compound eye of *Limulus*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **40**, 252—257 (1954).

Dr. INGRID WIEDEMANN

Pharmakologisches Institut der Universität
8 München 15, Nußbaumstr. 26

Lebenslauf

Ich, INGRID WIEDEMANN, wurde am 3. November 1935 als Tochter des Chemikers Dr. OTTO WIEDEMANN und seiner Ehefrau HERTHA, geb. HENNINGER, in Freiburg im Breisgau geboren.

Nach dem Besuch der Volksschulen in Leuna, Bischoffingen a.K. und Holzkirchen trat ich im Herbst 1946 in die Mädchenoberrealschule in Freiburg i. Br. ein. Nach der Übersiedlung in die Schweiz besuchte ich ab Herbst 1947 die Kantonsschule in Chur, wo ich im Juni 1954 die Reifeprüfung ablegte.

Im Wintersemester 1954/55 begann ich an der Universität München mit dem Studium der Zoologie. Seit Herbst 1958 war ich unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM mit der Anfertigung vorliegender Dissertation beschäftigt.

